

Ausbreitungszentren von Sphingiden (Lepidoptera)

in der Neotropis

von

H. Schreiber

Unter dem Begriff Ausbreitungszentrum ist rein sinngemäß der Ort zu verstehen, von dem aus Ausbreitungsvorgänge erfolgten. Er impliziert aber ferner den Ort eines auch rezenten Mannigfaltigkeitszentrums, den eines Refugiums während regressiver Phasen in der jüngeren Erdgeschichte und den eines möglichen Speziationszentrums für Unterarten und – bei entsprechend langer Isolationsdauer – auch für Arten. Bei diesem Ausdruck ist bewußt die Dynamik in den Vordergrund gestellt, die in dem Vorgang der Ausbreitung liegt: das ist eine Größe, die bei der Betrachtung der Areale allein nicht genügend berücksichtigt wird, die wir, wie DE LATTIN (1967) schrieb, notgedrungen in ihrer rezenten Gestalt als statische Strukturen zu erfassen versuchen.

Welchen Wert auch andere Autoren den Arealveränderungen in der Zeit beimessen, geht u.a. aus dem Titel eines 1969 erschienenen Zoogeographie-Kompodiums hervor, das UDVARDY "Dynamic Zoogeography" nannte. Es sind gerade die Arealveränderungen, deren Ursachen und Auswirkungen es zu erforschen gilt, denen eine hohe evolutionsgenetische Bedeutung zukommt, denn bei Arealregressionen kann es durch entsprechenden Druck der sie auslösenden endogenen oder exogenen Faktoren zu einer Verkleinerung oder zu einer Zerreißung des Arealbildes kommen, was bei sich nachfolgend aufbauenden Verbreitungshindernissen zur geographischen Isolation von Populationsteilen oder Teilpopulationen führt.

Die ausreichend lange räumliche Isolation voneinander, der Genverlust, der mit der Verkleinerung der Population einhergeht, und die sich in den verschiedenen Isolaten unterschiedlich auswirkende Rekombination, Mutation und Selektion machen eine divergente Entwicklung mehr als wahrscheinlich.

Der Grad der Speziation, der in der refugialen Isolation erreicht worden ist, wird noch verstärkt, wenn es zu einer späteren Arealexpansion, der Ausbreitung, und zu einer dann zu erwartenden Populationsvergrößerung aus – relativ gesehen – wenigen nun den Genpool bildenden Individuen kommt.

Ob die Speziation Artniveau erreicht hat, läßt sich chorologisch zu dem Zeitpunkt mit Sicherheit feststellen, wo im Verlaufe der Ausbreitung sich nahverwandte Formen nicht mehr vermischen, sondern sympatrisch bei gegenseitiger Intersterilität vorkommen.

Von Ausnahmen abgesehen, wo sich die Gründe meist finden lassen, entziehen sich Arealveränderungen, vor allem da, wo ganze Biota in Bewegung geraten, unserer direkten Beobachtung. Aus einer sorgfältigen Analyse des Verbreitungsbildes tierischer und pflanzlicher

Organismen und einer sich anschließenden vergleichend-chorologischen Untersuchung lassen sich aber über die Feststellung des rezenten Areals hinausgehend Strukturen eines fossilen Verbreitungsmusters aufdecken. Dies wiederum gibt Einblick in die Dynamik der Ausbreitungsvorgänge, die sich seitdem abgespielt haben.

Solche Strukturen anhand der Verbreitung von Sphingiden, einer heterocereren Lepidopterenfamilie, für die Neotropis aufzufinden und durch ein vergleichendes Studium der beteiligten Arten und Unterarten richtig zu interpretieren, war Ziel meiner Untersuchungen.

Während DE LATTIN (1957) für die Erarbeitung von Ausbreitungszentren in der Holarktis gleichermaßen Wirbeltiere und aus den Insekten besonders Schmetterlinge herangezogen hat, ist das faunistisch ohnehin komplexere Südamerika, in dem sich die glazial- bzw. pluvialzeitlichen Vorgänge viel weniger gut erkennen lassen als auf den Nordkontinenten, dessen Komplexität weiterhin durch den enormen Artenreichtum in Verbindung mit der optimalen Breitenlage wächst, bisher lediglich durch entsprechende Arbeiten an Wirbeltieren durch MÜLLER (1973) oder auch durch HAFFER (1969) an Vögeln untersucht. Eine endgültige Sicherung der erhaltenen Ausbreitungszentren wird aber erst gegeben sein, wenn das Spektrum der für die Untersuchungen herangezogenen Tiergruppen möglichst breit gewählt ist.

In Abhängigkeit von den untersuchten Tiergruppen und den von ihnen bevorzugten Lebensräumen werden sich Gemeinsamkeiten ergeben oder Unterschiede erkennen lassen.

Die Sphingiden wurden aus den Insekten deswegen ausgewählt, weil sie systematisch durch die vorhandene Revisionsarbeit – insbesondere die Arbeit von ROTHSCILD und JORDAN (1903) – hinlänglich geklärt schienen, weil sie eine vorwiegend tropische Verbreitung zeigen und weil ihnen wegen ihrer Auffälligkeit und Schönheit seit jeher ein besonderes Interesse der Sammler galt und sie dementsprechend zahlreich in den naturhistorischen Museen repräsentiert zu sein versprochen, deren Material vornehmlich ausgewertet werden sollte.

Wenn man nach Kriterien sucht, die gleichermaßen für die Beschreibung aller Sphingiden gelten können, so ergibt sich die Schwierigkeit, daß man verallgemeinern muß, wobei man Ausnahmen, wie sie sich fast zu jeder Erscheinung finden lassen, nicht gerecht wird.

Innerhalb der neotropischen Gattung *Cocytius* erreichen besonders die weiblichen Tiere der Art *antaeus* Spannweiten bis annähernd 20 cm. Arten mit geringer Größe wie *Cautethia grotei* oder *Euproserpinus phaeton* bilden die Ausnahmen. Der kräftige Körper wird meist als zigarrenförmig bezeichnet, die Vorderflügel sind lang und schmal, die Hinterflügel sehr viel kleiner, viele Arten zeichnen sich durch einen auffallend langen Saugrüssel aus, bei *Amphimoeca walkeri* stellte AMSEL (1938) 28 cm fest; es gibt im Gegensatz dazu aber Arten, die den Saugrüssel bis zur völligen Funktionslosigkeit reduziert haben. Interessant ist das Verteilungsverhältnis der kurzrüssligen Arten innerhalb Amerikas, denn wie aus KERNBACHS Untersuchungen hervorgeht (KERNBACH 1962), sind von 33 aus Nordamerika untersuchten Arten 7 mit kurzem Rüssel ausgestattet, während sich unter 206 mittel- und südamerikanischen Arten nur 2 Arten der Gattung *Orecta* als kurzrüsslig erwiesen.

Die Sphingiden kann man ferner an den extrem großen Augen oder den meist spindelförmigen, oft mit einem Haken endenden Fühlern erkennen. Viele Arten zeigen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus. Auffällige Färbungen sind auf die Hinterflügel beschränkt, so daß die tagsüber mit dachförmig gehaltenen Vorderflügeln ruhenden Tiere kaum zu sehen sind. *Manduca rustica* hebt sich auf Baumrinde kaum ab. Die *Smerinthus*-Arten stellen Beispiele für Mimikry dar. Warn- und Tarntrachten sind besonders bei den Raupen ausgeprägt, die einem wesentlich höheren Selektionsdruck ausgesetzt sind als die lokomotionsfähigeren Imagines.

Für eine richtige Deutung der Verbreitungsphänomene erscheint eine genaue Kenntnis der in Zusammenhang mit der Lebensweise stehenden Eigenheiten sehr wichtig.

Von den weltweit in 1 000 Arten beschriebenen Sphingiden (HODGES 1971) kommen in Nord- und Südamerika 432 Arten vor, die sich auf 60 Gattungen verteilen. Zu den Nominatformen sind noch 144 Unterarten zu rechnen. Insgesamt sind 435 spezifisch und subspezifisch differenzierte Taxa ausschließlich neotropisch und insgesamt 58 nearktisch verbreitet. Weitere 13 nearktische Sphingiden sind auch noch in der Neotropis nachgewiesen. Demgegenüber haben insgesamt 29 neotropische Sphingiden mit ihrem Verbreitungsgebiet Anteil an der Nearktis. Weitere 41 Neotropen sind durch wenige Fundortnachweise auch aus der Nearktis bekannt.

Die der Ausbreitungszentrenanalyse zugrundeliegenden 576 Arealkarten basieren im wesentlichen auf der Auswertung der Aufsammlungen großer naturhistorischer Museen, zum kleineren Teil auf Verbreitungsangaben aus der Literatur sowie eigener Sammeltätigkeit im Süden der USA und im Norden von Mexiko.

Der im Verlauf dieser Sammelreise gewonnene Eindruck, daß es sich in Mexiko weniger um eine Durchmischungszone nearktischer und neotropischer Elemente, sondern vielmehr um eine relativ scharf zu ziehende Faunenscheide handelt, wird durch Verbreitungsgrenzen von Sphingidenarealen bestätigt (vgl. Abb. 1). Für die Dokumentation dieser Faunenscheide wurden sehr weit verbreitete Arten ausgewählt, die trotz großer ökologischer Valenz und entsprechender Vagilität nicht in der Lage sind, die vorhandenen Barrieren in diesem Raum zu überwinden. Die Südgrenze des Areals von *Manduca quinquemaculata* zieht den Verlauf des Plateaurandes nach. Sie läßt die beiderseits der Küste vorhandenen tropischen Tieflandstreifen aus, aber ebenso die besonders trockene Wüste Sonora und Baja California, mit Ausnahme der Südspitze.

Die Nordgrenze der Areale von vielen weitverbreiteten neotropischen Arten – die Beispiele hierfür lassen sich noch erweitern – bestätigen ebenfalls das Vorhandensein einer echten Faunenscheide in diesem Raum.

Unter der Neotropis soll Süd- und Mittelamerika einschließlich der Westindischen Inseln und der Galápagos-Inseln verstanden werden.

Ebenso wie eine Abgrenzung des Untersuchungsgebiets ist eine Definition des erdschichtlichen Zeitraumes nötig, für den zoogeographische Aussagen möglich sind, und zwar besonders dann, wenn man erkannte phylogenetische Zusammenhänge datieren will bzw. wenn man versucht, anhand der erkannten ökologischen Valenz bestimmter Taxa Rückschlüsse auf Paläoklima und Landschaftsogenese zu ziehen.

In der Vergangenheit versuchten Zoogeographen oft, Aussagen für weit zurückliegende Zeiträume zu machen, indem sie Belege für Hypothesen beizusteuern suchten, die von geologischer Seite aufgestellt worden waren.

Wie wenig man tatsächlich in der Hand hat, um Aussagen über die Biota vergangener Zeitalter machen zu können, wird klar, wenn man die Erdzeitalter in zeitlicher Relation zueinander betrachtet, indem man etwa 1 mm Streckenabschnitt der Dauer von 10 000 Jahren gleichsetzt, wie man sie heute für das Postglazial annimmt. Dabei ergibt sich eine Strecke von 393 m seit der vermuteten Entstehung der Erde bis zum Beginn des Tertiärs, eine Strecke von rund 7 m für das Tertiär und eine Strecke von 25 cm für das Pleistozän.

Nur der oberste Horizont an der Spitze des 1 mm langen Abschnitts ist uns wirklich zugänglich. Alles weitere müssen wir aus – gemessen an den Zeiträumen – stets spärlich bleibenden Fossilfunden schließen.

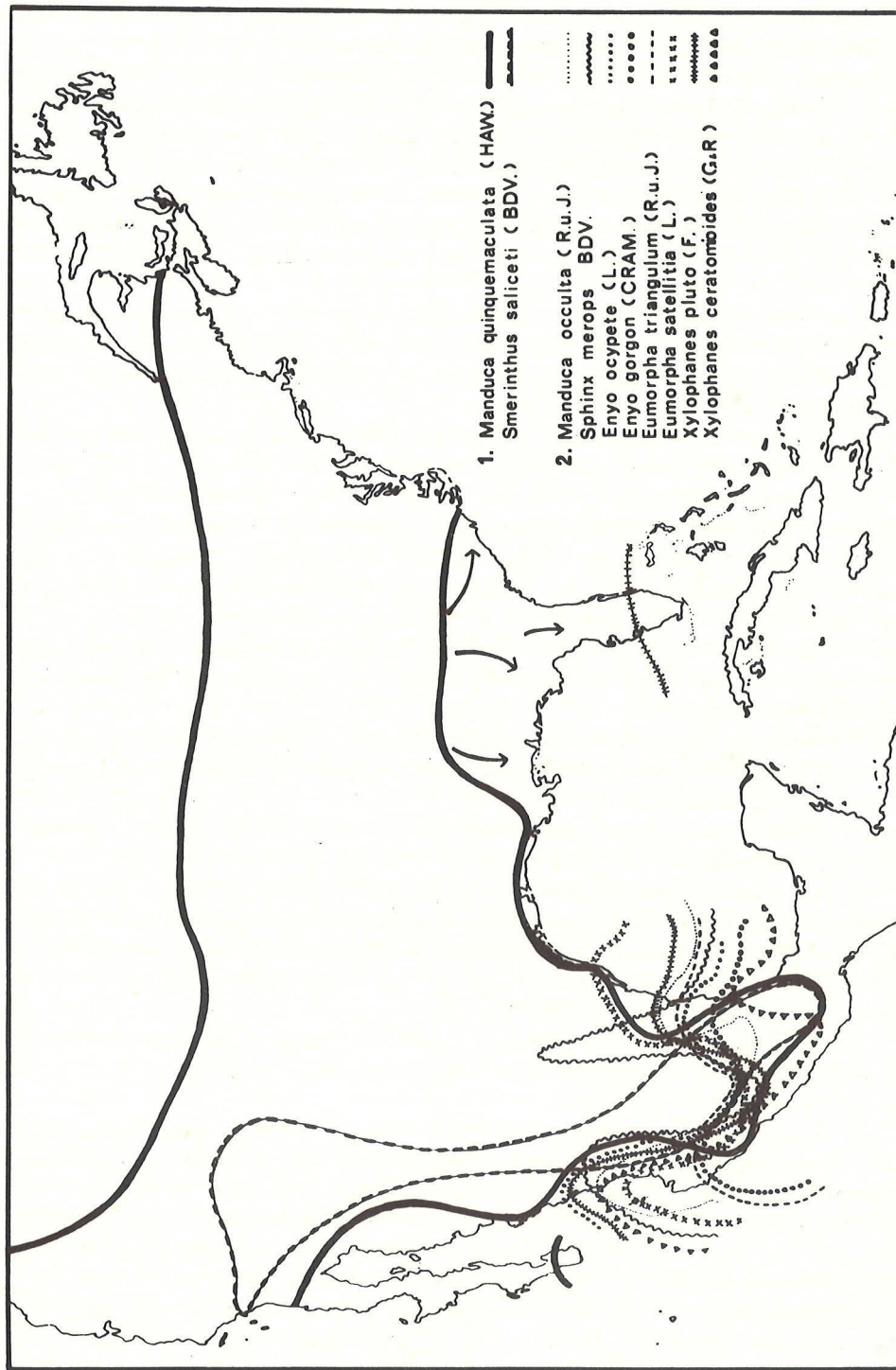


Abb. 1. Dokumentation der Faunenscheide zwischen Nearktis und Neotropis

Wenn man realistisch ist, so wird man zu dem Schluß kommen, daß man mit einiger Sicherheit lediglich Aussagen für das Postglazial und allenfalls das Würm machen können, während demgegenüber Aussagen, die sich auf weiter zurückliegende Epochen beziehen, weitgehend hypothetisch bleiben müssen.

Mit der von DE LATTIN (1957, 1959, 1967) entwickelten und auf die Holarktis angewandten Ausbreitungszentrenmethode, die auf Vorstellungen von REINIG (1937, 1938, 1939, 1950) aufbaut und die von MÜLLER (1971, 1972, 1973) in ihrer allgemeinen Anwendbarkeit auch auf die Südkontinente übertragen wurde, wird nach der jeweils letzten Differenzierungsphase der Faunenelemente eines Zentrums gefragt, die erst im Postglazial oder noch im Würm gelegen haben mag.

Gemessen an den Aussagen, die früher gewagt wurden, ist der Schritt, der sich mit der Ausbreitungszentrenmethode in die Vergangenheit tun läßt, vergleichsweise gering. Es bedarf dazu aber weniger vorausgehender Aussagen von Nachbardisziplinen überhaupt als vielmehr der Überlegung, daß es, um die Formenmannigfaltigkeit und das rezente Verbreitungsmuster der Organismen zu erklären, regressive und expansive Phasen gegeben haben muß, in denen das Leben ganz allgemein, bedingt durch äußere Anlässe wie besonders klimatische Veränderungen, eine Einengung bzw. eine Ausweitung erfuhr.

Zur Ermittlung von Ausbreitungszentren, die zuerst nur als Verbreitungszentren aufgefaßt werden, dienen kleinareale monotypische Arten, deren Verbreitungsgebiete, auf eine Karte der Region übereinanderprojiziert, zu Gebieten annähernder Kongruenz, den Arealzentren oder Arealkernen, führen (REINIG 1937, 1950).

Indem man in den Verbreitungszentren die Subspeziationzentren polytypischer Arten erkennt, erweisen sich die ermittelten Arealkerne, da sie in regressiven Phasen während der jüngeren Erdgeschichte als Speziationzentren fungiert haben, auch als Ausbreitungszentren.

In den Ergebnissen stellt sich bis zu einem gewissen Grad eine Übereinstimmung in den Gebieten heraus, wo man mit bisher üblichen Methoden anhand des Endemitenanteils berechtigterweise auf die Eigenständigkeit eines Gebietes schloß, wie bei Inseln, welche die für die Speziation notwendigen Isolationsbedingungen auch rezent aufweisen.

Von den Galápagos-Inseln sind bisher 12 verschiedene Sphingiden bekannt, unter denen sich nicht weniger als 10 Endemiten, in einer Art und 9 Unterarten differenziert, befinden.

Sämtliche Endemiten sind Derivate weitverbreiteter neuweltlicher Arten, die eine aktive Einwanderung vermuten lassen. Aufgrund des hohen Endemitenanteils läßt sich die gesamte Inselgruppe als Galápagos-Zentrum ansprechen.

Auch auf den Westindischen Inseln lassen sich schon aufgrund der vorhandenen Endemiten einige Inseln klar als Zentren erkennen.

Unter 105 von den Westindischen Inseln bekannten Sphingiden sind 14 auf Kuba endemisch, 8 auf Hispaniola, 11 auf Jamaika, darunter eine endemische Gattung, und 6 auf den Kleinen Antillen. Puerto Rico besitzt nur eine gesicherte endemische Unterart und weist auch nur eine geringe Artenzahl auf. Dies würde mit einer Darstellung von CLENCH (1963) übereinstimmen, der Puerto Rico als mögliches Refugium für Lycaeniden ausschloß.

Anders als auf Inseln, deren natürliche Begrenzung sie bereits zu räumlich klar definierten Einheiten macht, mit deren Grenzen oftmals auch die zumindest rezenten Arealgrenzen der sie besiedelnden Taxa zusammenfallen, müssen solche Räume, zu denen eine Beziehung möglichst vieler Organismen nachzuweisen ist, auf dem Festland erst gefunden werden.

Besonders im mexikanisch-mittelamerikanischen Raum fällt auch gegenüber Südamerika

der hohe Artenreichtum an Sphingiden auf (230 Spezies und Subspezies), der sich nicht allein rezentökologisch erklären läßt. Er deutet vielmehr darauf hin, welche Funktionen diesem Raum in der Vergangenheit für Erhaltung und Speziation zukamen. Die gleiche Erscheinung tritt in den Anden auf. Je differenzierter ein Gebiet hinsichtlich seiner naturräumlichen Gegebenheiten ist, umso größer ist der Anteil insbesondere kleinräumig verbreiteter Taxa. Südlich des von DE LATTIN (1957) aufgestellten arborealen Mexikanischen Zentrums lassen sich auf der mittelamerikanischen Landbrücke 4 Verbreitungszentren von Sphingiden feststellen. An dem in Costa Rica gelegenen Montanwaldzentrum haben mehr als 130 Sphingidenarten und -unterarten Anteil.

Ein schon in Zentralamerika zu beobachtendes gehäuftes Vorkommen von Sphingiden in Bergwäldern bestätigt sich auch in Südamerika, wo die Sphingiden besonders in den montanen und submontanen Wäldern der Anden und der Serra-do-Mar vertreten sind. Ein Vergleich der Meereshöhe der Fundorte ergab Durchschnittswerte von 1 500 m. Mit wachsender Entfernung vom Äquator liegen die Fundorte jedoch nur noch in Höhen von 500–800 m, wie in der Provinz Tucuman.

Um ein waldfreies Zentrum handelt es sich bei dem Pazifischen Zentrum, dessen Faunenelemente eine Biotoppräferenz zeigen, die im Gegensatz zu der der meisten übrigen Sphingiden steht. Bei der einzigen, wirklich kosmopolitischen Sphingidenart *Hyles lineata*, die in Amerika in der Nominatform vorkommt, läßt sich erkennen, daß für sie der Regenwald grenzbestimmender Faktor ist. Es ist zu vermuten, daß *Hyles lineata* von Nord- nach Südamerika einwanderte. Sie kommt in einer Unterart im Uruguay-Zentrum, in einer anderen Unterart auf den Galápagos-Inseln vor.

Zwischen dem Serra-do-Mar-Zentrum und den Zentren der Anden lassen sich disjunkt verbreitete Arten auffinden, für die die Taxonomen keine Aufteilung in Unterarten vornahmen, weil sich entweder keine morphologischen Divergenzen erkennen ließen, oder weil das Verbreitungsgebiet nicht genau genug bekannt war. Ebenso wie sich für den mit morphologischen Methoden arbeitenden Systematiker Fälle ergeben, die Übergangssituationen darstellen, gibt es solche Fälle auch in der Chorologie. Sie sind aber gerade der Beweis dafür, daß die Arealentwicklung ein dynamisches Geschehen ist. Neben disjunkt verbreiteten Arten gibt es solche, wo die Isolate in ihren Regressionsräumen eine Subspeziation erfahren haben. Darüberhinaus kann es im Verlauf der Expansionsphase zu einer Arealentwicklung kommen, die zu Introgressions- und Hybridisierungszonen verwandter Formen führt. Diese Zonen müßten sich in komplementärer Lage zu den Ausbreitungszentren befinden.

Sekundäre Kontaktzonen amazonischer Waldvögel wurden von HAFFER (1969, 1971) zwischen den von ihm ermittelten Waldrefugien beschrieben.

Insgesamt lassen sich in der Neotropis anhand von Sphingidenarealen die folgenden 18 Zentren (vgl. Abb. 2) belegen:

- | | |
|--|-----------------------------|
| 1. Galápagos-Zentrum | 10. Yungas-Zentrum |
| 2. Ostkubanisches Zentrum | 11. Tucuman-Zentrum |
| 3. Hispaniola-Zentrum | 12. Venezolanisches Zentrum |
| 4. Jamaika-Zentrum | 13. Serra-do-Mar-Zentrum |
| 5. Kleine-Antillen-Zentrum | 14. Uruguay-Zentrum |
| 6. Zentralamerikanisches Regenwaldzentrum | 15. Pazifisches Zentrum |
| 7. Zentralamerikanisch-Pazifisches Zentrum | 16. Paraguay-Zentrum |
| 8. Yucatán-Zentrum | 17. Mato-Grosso-Zentrum |
| 9. Costa-Rica-Zentrum | 18. Guyana-Zentrum |



Abb. 2. Verbreitungszentren von Sphingiden in der Neotropis

Bei einer Verwandtschaftsanalyse der Zentren, bei der sich erst erkennen läßt, zwischen welchen Zentren sich Ausbreitungsvorgänge abspielten, konnte eine Gruppe arborealer Zentren (Zentren: 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 16, und 18) den Zentren regenwaldfreier Gebiete (unterhalb von 1 500 m) (Zentren: 1, 7, 8, 14, 15 und 17) gegenübergestellt werden. Die arborealen Zentren stehen untereinander durch enge verwandtschaftliche Beziehungen ihrer Faunenelemente in Verbindung. Bei der Suche nach Schwestergruppen im Sinne von HENNIG (1950, 1969) kann damit parallel vergleichend morphologisch und chorologisch vorgegangen werden, indem man Taxa in miteinander nächstverwandten Zentren untersucht.

Für den Ablauf der geographischen Speziation, wie sie sich zwischen 2 Waldzentren abgespielt haben mag, muß nicht angenommen werden, daß 2 heute getrennte Regenwaldgebiete während klimatisch feuchterer Phasen unmittelbar in Kontakt standen. Entscheidend ist, daß expansiven Arten dann leichter die Überwanderung geschrumpfter arider Gebiete gelang, die ihre volle Wirksamkeit als Barrieren in einer nachfolgenden Trockenperiode entfalten konnten.

In den Tropen kann geographische Speziation durch ein Alternieren von Trocken- und Feuchphasen und damit verbundenen Vegetationsfluktuationen erklärt werden (vgl. HAFFER 1969; MÜLLER und SCHMITHÜSEN 1970).

Der Formenreichtum neotropischer Biome ist so zu verstehen, daß hier im Gegensatz zu den Nordkontinenten Speziation ohne ausgeprägte Extinktion ablaufen konnte.

Aus einem vom Ort der Ausbreitung her möglichen Verständnis der Arealentwicklung läßt sich somit nicht nur ein Beitrag zur phylogenetischen Systematik der untersuchten Tiergruppe liefern, darüber hinaus läßt sich damit auch zur Aufklärung der Genese von Landschaften beitragen.

Literatur

- AMSEL, H.G. (1938): *Amphimoeca walkeri* BSD., der Schwärmer mit dem längsten Rüssel.— Ent. Rundschau 55 : 165–167
- CLENCH, H.K. (1963): A synopsis of the West Indian Lycaenidae with remarks on their zoogeography.— In: Journal of Research on the Lepidoptera 2 : 247–270
- HAFFER, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds.— Science 165 : 131–137
- HAFFER, J. (1971): Artentstehung bei Waldvögeln Amazoniens.— Umschau 4 : 135–136
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik.— Deutscher Zentralverlag, Berlin
- HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten.— Frankfurt/M
- HODGES, R.W. (1971): Sphingoidea.— In: The moths of America north of Mexico. Fasc.21, London
- KERNBACH, K. (1962): Schwärmer mit kurzem Rüssel. (Lep. Sphing.).— Dtsch. Ent. Ztschr. N.F. 9 : 297–303
- LATTIN, G. DE (1957): Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt.— Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg
- LATTIN, G. DE (1959): Postglaziale Disjunktionen und Rassenbildung bei europäischen Lepidopteren.— In: Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. Frankfurt
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriss der Zoogeographie. Fischer, Jena
- MÜLLER, P. (1971): Ausbreitungszentren und Evolution in der Neotropis.— Mitt. aus der Biogeogr. Abt. des Geogr. Inst. der Universität des Saarlandes 1 : 1–20

- MÜLLER, P. (1972): Ausbreitungszentren in der Neotropis.— Naturw. Rdsch. 25 : 267–270
- MÜLLER, P. (1973): The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm.— Biogeographica 2
- MÜLLER, P. und J. SCHMITHÜSEN (1970): Probleme der Genese südamerikanischer Biota. Hirt, Kiel
- REINIG, W.F. (1937): Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengebiete.— Fischer, Jena
- REINIG, W.F. (1938): Elimination und Selektion. Eine Untersuchung über Merkmalsprogressionen bei Tieren und Pflanzen auf genetisch und historisch-chorologischer Grundlage.— Fischer, Jena
- REINIG, W.F. (1939): Real systematic units in zoology and their genetic structure.— Research and Progress 5 : 20–39
- REINIG, W.F. (1950): Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen.— In: Syllegomena Biologica, Leipzig
- ROTHSCHILD, W. LORD and K. JORDAN (1903): A revision of the Lepidopterous family Sphingidae.— Novit. Zoologicae, Vol. IX, Suppl.
- UDVARDY, M.D.F. (1969): Dynamic zoogeography. With special reference to land animals.— Van Nostrand Reinhold Co., New York

Anschrift des Autors:

Dr. Harald Schreiber
Geographisches Institut der Universität des Saarlandes
Abt. für Biogeographie
66 Saarbrücken
BR Deutschland